Revue suisse Zool.	Tome 94	Fasc. 3	p. 533-543	Genève, septembre 1987

Diapausedetermination bei Wasserläufern [1] (Hemiptera, Gerridae)

von

R. KÖPFLI *, R. HAUSER * und M. ZIMMERMANN **

Mit 4 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract

Diapause determination in Gerridae (Hemiptera). — By rearing nymphs of nine Swiss *Gerris* species under either long-day (stationary 18L: 6D, or naturally increasing) or short-day conditions (stationary 10L: 14D) we examined whether or not hibernal reproductive diapause of adults was photoperiodically determined. Four species (*G. najas, G. paludum, G. argentatus* and *G. odontogaster*) proved to be clearly sensitive to photoperiod: both, stationary and naturally increasing long-day conditions during nymphal development did avert diapause allowing populations to be multivoltine. In three species (*G. lateralis, G. costae* and *G. gibbifer*) an overwhelming majority of nymphs developed into diapause adults regardless of the photoperiods offered; populations of these species therefore seem to be almost completely univoltine. In *G. thoracicus* and the ubiquitous *G. lacustris* variable proportions of nymphs were responding to long-day conditions, and developed into nondiapause adults. Quite clearly there is no common photoperiodic response of all Swiss *Gerris* species.

By transferring *G. odontogaster* nymphs, which had been kept for a variable number of instars in long-day, to short-day conditions and vice versa it could be shown that in our population of this species the two last instars are actually sensitive to photoperiod, and that probably the number of long-days during this period is decisive.

Critical daylength for *G. odontogaster* was found to be 16 hours approximately which makes good sense in our latitude and agrees well with the (partial) bivoltinism observed in natural Swiss populations of this species.

---

* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

** Dept. of Entomology, University of Alberta Edmonton, Canada, T6G 2E3.

[1] Poster vorgelegt an der Jahresversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft am 10./11. Oktober 1986 in Bern.

EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Phänologie, Voltinismus und Diapausedetermination häufiger Wasserläuferarten wie *Gerris lacustris* oder *G. odontogaster* wurden schon mehrfach untersucht (u. a. VEPSÄLÄINEN 1971, 1974, 1978, ANDERSEN 1973, HAUSER 1982) und sind recht gut bekannt. Bei Freilandpopulationen dieser beiden Arten treten je nach geographischer Lage und lokalen klimatischen Bedingungen eine bis zwei Generationen pro Jahr auf; sie sind also uni - bzw. partiell oder ganz bivoltin. Den Winter überdauern ausschliesslich unreife Imagines in reproduktiver Diapause.

Aufgrund seiner Untersuchungen an *G. odontogaster* in Süd-Finnland (1971) schlug VEPSÄLÄINEN (1974, 1978) für alle nordeuropäischen Gerriden folgendes hypothetische Modell vor: Je nach den photoperiodischen Bedingungen, unter welchen sich eine Gerris-Larve entwickelt, ist die geschlüpfte Imago entweder diapausepflichtig, d. h. reproduktiv gehemmt und überwinterungsfähig oder noch im selben Jahr fortpflanzungsbereit (subitan). Nach VEPSÄLÄINEN entwickeln sich nur diejenigen Larven zu subitanen (Nondiapause) Imagines, die während den ersten drei Larvenstadien zunehmendem Langtag und im kritischen vierten Stadium einer Taglänge von mindestens 18 Stunden ausgesetzt waren. Das vierte Larvenstadium soll dabei das letzte photoperiode-sensible Stadium darstellen. Unter konstanten Langtag-Zyklen oder unter Dauerlicht ist die Reaktion von Gerriden (Diapause versus Nondiapause) nach VEPSÄLÄINEN ambivalent.

Von diesen hypothetischen Erwartungen zum Teil abweichende Beobachtungen an Populationen in der Schweiz vorkommender Gerris-Arten veranlassten uns, die Allgemeingültigkeit dieses Modells nachzuprüfen. Dabei interessierten konkret folgende Fragestellungen:

— Sind Diapause- bzw. Subitan-Entwicklung bei allen Arten photoperiodisch induzierbar?
— Gibt es bei der ausgewählten Art *G. odontogaster* während der Larvalentwicklung eine photoperiode-sensible Phase?
— Welche Taglänge ist bei *G. odontogaster* kritisch für den Übergang von diapausepflichtiger zu subitaner Entwicklung?

MATERIAL UND METHODEN

1. Tiermaterial und Zuchtbedingungen

Die untersuchten Gerris-Arten und ihre Herkunft sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Von den zehn einheimischen Arten (DETHIER & MATTHEY 1977) standen uns neun für die Experimente zur Verfügung. Von der zehnten Art *(Limnoporus rufoscutellatus)* sind uns in der Schweiz nach wie vor keine Standorte bekannt.

Im Frühjahr wurden pro Art 40-100 Imagines gefangen und im Labor weitergezüchtet. Den Einfluss der Photoperiode auf die Fortpflanzungsbereitschaft ermittelten wir durch Experimente mit den direkten Nachkommen dieser Imagines. Untersuchungen zur sensiblen Phase und der kritischen Taglänge führten wir an Larven von *G. odontogaster* durch, die Nachkommen aus einer Dauerzucht waren. Um mögliche Inzuchteffekte herabzusetzen, wurden periodisch im Feld gefangene Imagines in diese Dauerzucht eingebracht.

Die Larven wurden in Klimaräumen (T = 20° C) und in einem verglasten Gartenhaus (natürliche Photoperiode, Wassertemperatur 20 bis 24° C) in Hart-Polyäthylenbecken (54 × 37 × 22 cm) gezüchtet. Das Wasser wurde zur Reinhaltung der Oberfläche belüftet. Täglich fütterten wir die Gerriden mit Schaben *(Nauphoeta cinerea)* oder Taufliegen *(Drosophila melanogaster)*, die tiefgekühlt gelagert worden waren. Alte Futtertiere

TAB. 1.

Übersicht über die untersuchten Gerris-*Populationen.*
Flügelmorphen: WL: apter (wingless),
LW: langflüglig (longwing), SW: kurzflüglig (shortwing).
Fundorte in der Schweiz: BE = Kt. Bern, JU = Kt. Jura, NE = Kt. Neuchâtel, FR = Kt. Fribourg.

Art	Flügelmorphen	Herkunft
G. najas	WL WL	Elfenau (BE) 1984, 1985 Boncourt (JU) 1986
G. paludum	LW LW	Vallée de la Brévine (NE) 1985 Vendlincourt (JU) 1986
G. odontogaster	LW	Naturschutzreservat Auried (FR) 1985, 1986
G. argentatus	LW	Naturschutzreservat Auried (FR) 1985, 1986
G. thoracicus	LW	Naturschutzreservat Auried (FR) 1985, 1986
G. lacustris	LW/SW LW/SW	Teich Geologisches Institut Bern 1985 Naturschutzreservat Widi Grächwil (BE) 1986
G. costae	LW LW	Ottenleubad (BE) 1985 Grosse Scheidegg (BE) 1985
G. gibbifer	LW	Vallée de la Brévine (NE) 1985, 1986
G. lateralis	WL	Vallée de la Brévine (NE) 1985, 1986

wurden jeden Tag entfernt. Pro Ansatz wurden je 100 Tiere aller neun Arten vom ersten Larvenstadium (L1) an bis ca. vier Wochen nach der Imaginalhäutung unter folgenden photoperiodischen Bedingungen aufgezogen: stationärer Langtag (LT, 18L: 6D), stationärer Kurztag (KT, 10L: 14D), natürlich zunehmender Langtag von Mitte Mai bis Mitte Juni (LT↑, Taglänge ohne bürgerliche Dämmerung 15 h 02 min — 15 h 53 min; mit bürgerlicher Dämmerung 16 h 15 min — 17 h 12 min). Den in Laborzuchten regelmässig auftretenden Kannibalismus (JÄRVINEN & VEPSÄLÄINEN 1976) versuchten wir zu verringern, indem wir täglich die frisch gehäuteten Larven in ein zweites Becken überführten. Diese Trennung war aus Platzgründen nur bei den Zuchten in LT und KT, nicht aber bei jenen unter natürlichen Taglängen (LT↑) durchführbar.

Anhaltspunkte über die photoperiode-sensible Phase von *G. odontogaster* suchten wir durch das Umsetzen frisch gehäuteter Individuen aller Larvenstadien von LT nach KT bzw. KT nach LT zu erhalten. Zur Eingrenzung der kritischen Taglänge von *G. odontogaster* zogen wir Larven in stationären Photoperioden mit unterschiedlichen Photophasen (zwischen 4 und 24 h, Intervalle s. Abb. 4) auf.

2. Beurteilung der Fortpflanzungsbereitschaft

Der bei diapausepflichtigen Imagines einheimischer Gerris-Arten spätestens zwei bis drei Wochen nach der Imaginalhäutung auftretende „Diapausebelag“ (HAUSER 1985), respektive das Fehlen desselben bei subitanen Imagines, ermöglichte eine erste äussere

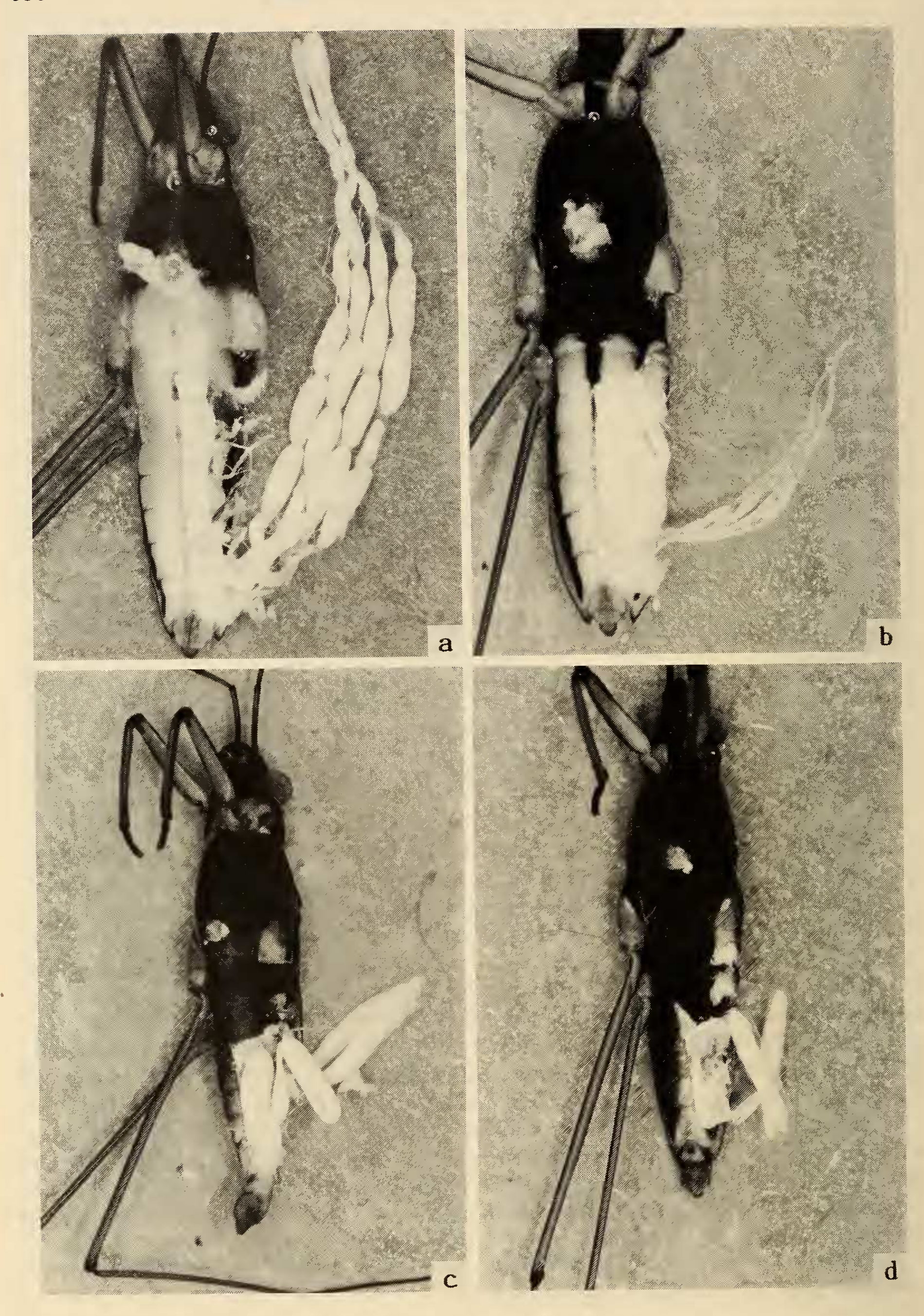


ABB. 1.

Entwicklungszustand der Gonaden am Bsp. von *G. lacustris*

a: subitan fortpflanzungsfähiges Weibchen mit reifen Eiern
b: nichtreproduktives, diapausepflichtiges Weibchen
c: subitanes Männchen mit entwickelten Samenblasen und -ausführgängen
d: diapausepflichtiges Männchen mit rudimentären Samenblasen und -ausführgängen

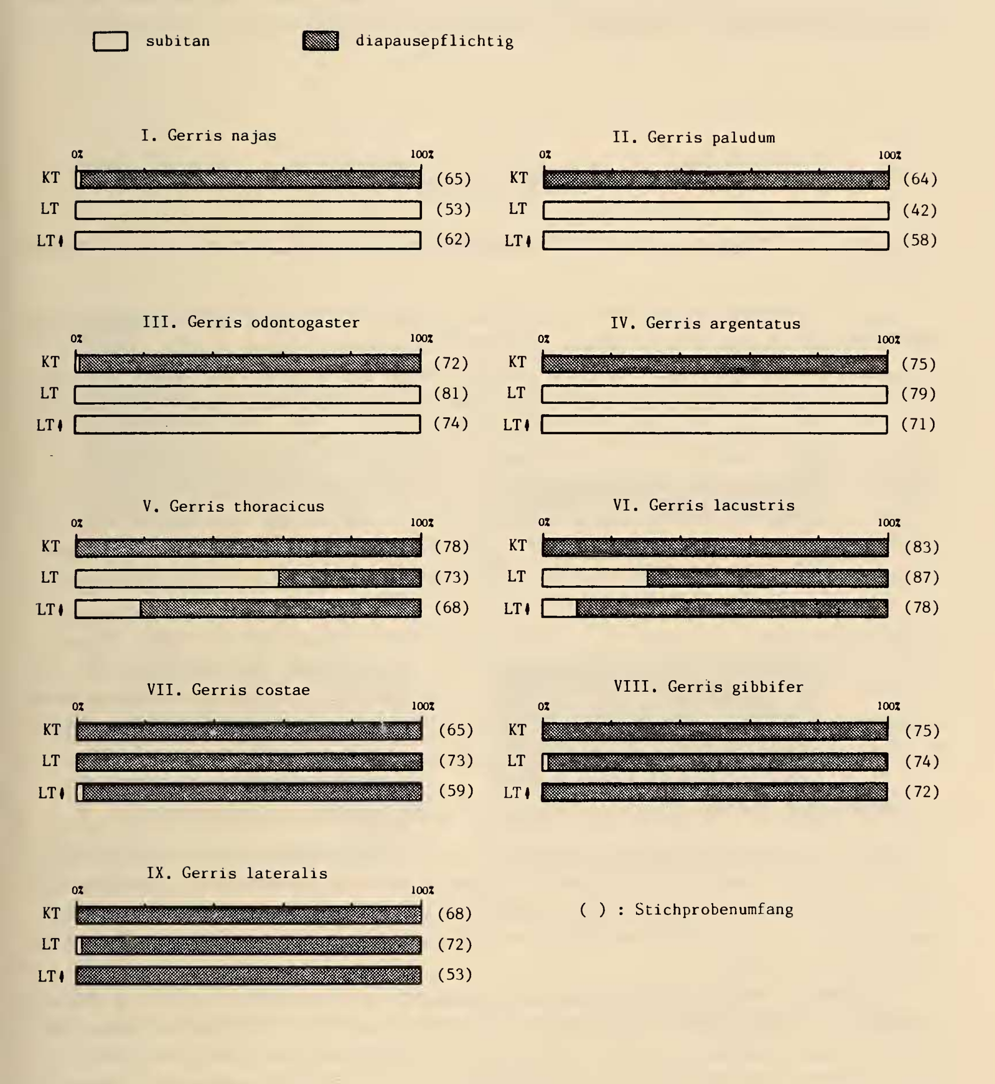


ABB. 2.

Einfluss der Photoperiode auf die Reproduktionsbereitschaft von neun *Gerris*-Arten.

Beurteilung der Tiere. Bei einigen Arten (*G. lacustris, G. odontogaster* und *G. argentatus*) sind zudem subitane Weibchen in der Regel an der hellen Brustunterseite zu erkennen (von Mitis 1937, Andersen 1973, Vepsäläinen 1974*a*, 1978, Hauser 1982). Definitiven Aufschluss über Diapause- bzw. Subitan-Entwicklung ergab schliesslich der durch Sektion ermittelte Zustand der Gonaden bzw. der Geschlechtsgänge drei bis vier Wochen nach der Imaginalhäutung (Hauser 1982, 1985). Diapausepflichtige Weibchen besitzen dünne Ovarialschläuche mit kleinen Oocyten, während subitane abgangsreife Eier tragen. Bei unreifen Männchen sind Samenausführgänge und Samenblasen klein und wahrscheinlich noch undurchlässig, bei subitanen hingegen stark vergrössert und erweitert (Abb. 1).

RESULTATE

1. Einfluss der Photoperiode auf die Reproduktionsbereitschaft von neun *Gerris*-Arten (Abb. 2)

Zwischen 54% *(G. paludum)* und 92% *(G. lacustris)* der Larven überlebten unter den drei Zuchtbedingungen bis zur Imago. 3% bis 12% dieser Imagines starben, bevor ihre Gonadenentwicklung beurteilt werden konnte. Weder die Entwicklungsdauer noch die Larvalmortalität der einzelnen Arten sind von der Photoperiode (KT versus LT) abhängig (die Zuchten unter zunehmendem Langtag sind wegen etwas abweichenden Zuchtbedingungen nicht berücksichtigt). Für die Arten des Subgenus *Gerris s. str.* lag die Dauer der Larvalentwicklung bei ca. 26 Tagen; *G. Gerriselloides lateralis* entwickelte sich mit 21 bis 22 Tagen deutlich am schnellsten. Diese Resultate sind im Prinzip vergleichbar mit den Angaben von Vepsäläinen (1973). Die beiden grossen Arten des Subgenus *Aquarius* (*G. najas* und *G. paludum*) benötigen demgegenüber mit 33 bis 43 Tagen deutlich länger.

Im KT entwickelten sich die Larven der neun Arten fast ausschliesslich zu diapausepflichtigen Imagines. LT- und LT↑- Aufzuchten ergaben dagegen bei *G. najas, G. paludum, G. odontogaster* und *G. argentatus* (I-IV) ausnahmslos, bei *G. thoracicus* und *G. lacustris* (V-VI) teilweise subitane Imagines. Abgesehen von vereinzelten Ausnahmen entwickelten sich die Larven von *G. costae, G. gibbifer* und *G. lateralis* (VII-IX) sowohl im stationären wie auch im zunehmenden Langtag zu diapausepflichtigen Adulten.

2. Photoperiode-sensible Phase und kritische Taglänge von *G. odontogaster*

Bei der von uns untersuchten Population von *G. odontogaster* führt Larvenaufzucht im KT fast ausschliesslich zu reproduktiv diapausierenden, Aufzucht im LT (gleichgültig ob stationär oder zunehmend) dagegen immer zu subitan fortpflanzungsfähigen Adulten. Überführen von frisch gehäuteten Imagines in die alternative Photoperiode vermag daran nichts mehr zu ändern.

Abbildung 3 zeigt die Ergebnisse des einmaligen Larventransfers jeweils zu Beginn eines neuen Larvenstadiums von KT nach LT bzw. LT nach KT. Die Resultate lassen sich wie folgt zusammenfassen: Zur Erzeugung überwiegend subitaner Imagines genügt es, wenn im letzten Larvenstadium (L5) LT herrscht. Es reicht jedoch nicht aus, Larven zu Beginn des L5 von LT in KT zu versetzen, um bei einer Mehrzahl der Imagines Diapause zu induzieren. Erst der LT-KT-Transfer schon zu Beginn des L4 ergibt in unserem Fall ausschliesslich diapausierende Imagines.

Die photoperiodische Wirkungskurve (Abb. 4) (MÜLLER 1957, SAUER 1970) zeigt den für ein ,,Langtag-Insekt'' typischen Verlauf (Type I, long day response) (BECK 1980, SAUNDERS 1982). Die kritische Taglänge liegt bei etwa 16 Stunden; 14 Stunden Licht ergeben noch zu 100% diapausepflichtige Imagines, 18 Stunden führen schon ausschliesslich zu subitaner Entwicklung.

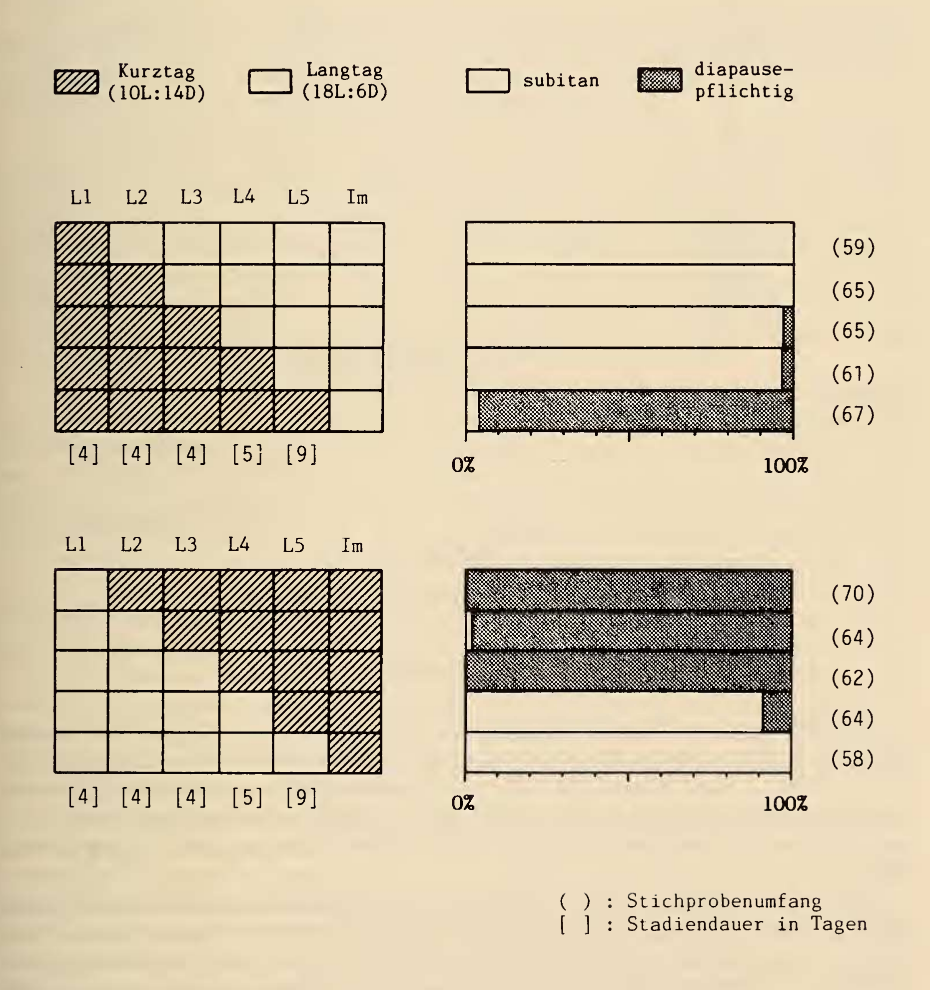


ABB. 3.

Umsetzexperimente mit *G. odontogaster*-Larven zur Ermittlung der photoperiodisch induktiblen Entwicklungsstadien.

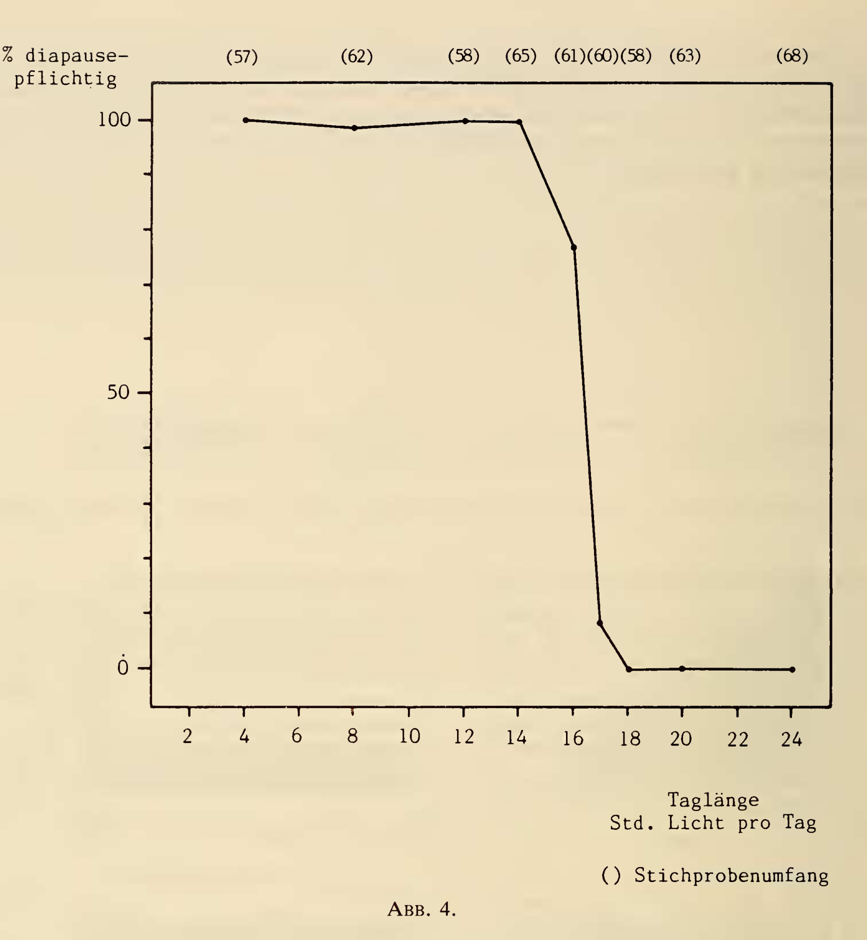


ABB. 4.

Photoperiodische Wirkungskurve für *G. odontogaster.*

DISKUSSION

Die Diskussion um Diapausedetermination und Flügelpolymorphismus bei Gerriden wurde durch VEPSÄLÄINENS Untersuchungen an nordeuropäischen Populationen (1974, 1978) neu belebt. Sein Diapause-Modell und die darin enthaltenen Annahmen über exogene und genetische Faktoren stützen sich indessen auf ein zu schmales Datenmaterial, als dass sie allgemeine Anerkennung hätten finden können (DINGLE 1982, TAUBER *et al.* 1986).

Mit der Entwicklung effizienter Techniken zur kontinuierlichen Zucht von Wasserläufern im Labor (GROSSEN & HAUSER 1982 und unpubl.) schufen wir die nötigen Grundvoraussetzungen für eine weitergehende experimentelle Analyse des Diapausesyndroms (TAUBER *et al.* 1986) bei dieser Insektengruppe. In der vorliegenden Arbeit beschränkten wir uns vorerst auf Untersuchungen über den Einfluss bestimmter photoperiodischer Bedingungen auf die Fortpflanzungsbereitschaft (diapausepflichtig versus subitan) von schweizerischen Populationen neun europäisch weitverbreiteter Arten.

Während bei Aufzucht im stationären Kurztag (10L: 14D) in allen untersuchten Populationen fast ausschliesslich diapausepflichtige Imagines entstanden, ergaben Langtagaufzuchten (stationär 18L: 6D und natürlich zunehmend) ein ganzes Spektrum möglicher Reaktionen: Bei vier Arten (*G. najas, G. paludum, G. odontogaster* und *G. argentatus*) wurden sämtliche Individuen subitan fortpflanzungsfähig, bei drei weiteren Arten (*G. costae, G. gibbifer* und *G. lateralis*) blieben umgekehrt fast alle diapausepflichtig. Zwischen diesen beiden Extremen lagen *G. lacustris* und *G. thoracicus*. Hier entstanden nebeneinander sowohl subitane als auch diapausepflichtige Imagines. Die Populationen dieser zwei Arten waren im Langtag ,,reaktions-dimorph''. Sie eignen sich für Untersuchungen zur Abklärung der genetischen Basis der Diapause-/ Nondiapause-Determination.

Im Gegensatz zu den finnischen *G. odontogaster* (VEPSÄLÄINEN 1971) entwickelten sich Larven der von uns untersuchten Population nicht nur im zunehmenden sondern auch im stationären Langtag ausschliesslich zu subitanen Adulten. Dies ist nach N. NIESER (pers. Mittlg.) auch bei niederländischen Populationen der Fall.

Über die photoperiode-sensible Phase bei *G. odontogaster* lässt sich nach den bisher vorliegenden Befunden lediglich sagen, dass sie irgendwo zwischen dem dritten Larval- und dem Imaginalstadium liegt. Möglicherweise bestehen gewisse individuelle Unterschiede hinsichtlich Lage und Länge des induktiblen Entwicklungsabschnitts und der zur Abwendung der Diapause notwendigen Zahl von Langtagen. Es scheint aber gesichert, dass bei den meisten Individuen viertes und/oder fünftes Larvenstadium kritisch sind. Verbindliche Aussagen können erst gemacht werden, wenn die Reproduzierbarkeit des gefundenen Reaktionsmusters feststeht und die Auswirkungen weiterer, differenzierterer LT/KT-Kombinationen untersucht worden sind.

G. odontogaster bildet nach eigenen Beobachtungen im schweizerischen Mittelland regelmässig individuenstarke zweite Sommergenerationen, ist also deutlich bivoltin. Dieser Befund ist auf den ersten Blick nicht ohne weiteres vereinbar mit der ermittelten kritischen Taglänge von ca. 16 Stunden. Eine solche wird in unserer Breite (ca. 47° N) — ohne Einbezug der Dämmerung — nur gerade um das Sommersolstitium herum knapp erreicht. Geht man aber davon aus, dass ein zwar noch unbekannter, aber sicher erheblicher Anteil der um diese Jahreszeit ca. 2×40 min dauernden bürgerlichen Dämmerung (BECK 1980) von den Larven als Photophase registriert wird, liegen wahrscheinlich die effektiven Taglängen von anfangs Juni bis gegen Mitte Juli über dem kritischen Wert. Da *G. odontogaster* der Diapausegeneration ihre Fortpflanzungstätigkeit bei uns im Mittelland bereits im April aufnehmen können, muss sich ein grosser Teil der Larven der ersten Sommergeneration während der diapauseverhindernden Photoperioden im kritischen, induktiblen Entwicklungsabschnitt befinden. Eine kritische Taglänge von 16 Stunden macht daher vom Anpassungswert her bei uns ebenso Sinn wie eine solche von 18 Stunden bei nordischen Populationen (VEPSÄLÄINEN 1971).

Unsere Resultate lassen schon jetzt erkennen, dass die Diapause-/ Nondiapause-Determination der europäischen Gerriden nicht nach einem einheitlichen Schema abläuft, wie dies das Modell von VEPSÄLÄINEN (1974, 1978) suggerieren könnte. Sie zeigen vielmehr, wie unterschiedlich innerhalb eines relativ engen Gebietes vorkommende Populationen nahe verwandter Arten auf identische Umwelteinflüsse (natürliche und künstliche) reagieren können und warnen vor überstürzten Schlüssen und Verallgemeinerungen. Die Befunde können aber die Grundlage bilden zur Formulierung von überprüfbaren (falsifizierbaren) Erwartungen bzw. Hypothesen und damit zu weiteren gezielten Untersuchungen zum Problem der Steuerung und jahreszeitlichen Einpassung der Entwicklungszyklen von Gerriden-Populationen.

Zusammenfassung

An Laboraufzuchten von neun in der Schweiz vorkommenden *Gerris*-Arten unter Langtag (18L: 6D und natürlich zunehmend) und Kurztag (10L: 14D) wurde geprüft, ob die winterliche Imaginaldiapause photoperiodisch induzierbar ist. Es konnte gezeigt werden, dass stationärer und natürlich zunehmender Langtag bei vier Arten die Diapause abwandte und sämtliche Imagines subitan fortpflanzungsfähig wurden. Bei drei weiteren Arten entwickelten sich, unabhängig von den dargebotenen Photoperioden, fast alle Larven zu diapausepflichtigen Adulten. Bei zwei Arten ergaben die Langtagaufzuchten unterschiedliche Anteile nichtdiapausierender Imagines. Die Diapause-/ Nondiapause-Determination läuft offensichtlich nicht nach einem einheitlichen Schema ab.

Für die photoperiodisch induktible Art *G. odontogaster* konnte durch LT-KT bzw. KT-LT Transfer während der Larvalentwicklung gezeigt werden, dass vermutlich die beiden letzten Larvenstadien (L4 und L5) photoperiode-sensibel sind und es wahrscheinlich während dieser Periode einer gewissen Zahl von Langtagen bedarf, um die Diapause abzuwenden.

Die kritische Tageslänge für *G. odontogaster* beträgt ungefähr 16 Stunden, was für unsere Breiten (ca. 47° N) einen einleuchtenden Wert darstellt und mit dem in der Natur beobachteten regelmässigen Bivoltinismus vereinbar ist.

Literatur

Andersen, N. M. 1973. Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine Pondskaters (Hem. Gerridae). *Entomologica scand.* 4: 1-20.

Beck, S. D. 1980. Insect Photoperiodism. 2nd ed. *Academic Press,* New York.

Dethier, M. & Matthey, W. 1977. Contribution à la connaissance des Hétéroptères aquatiques de Suisse. *Revue suisse Zool.* 84: 583-591.

Dingle, H. 1982. Function of Migration in the Seasonal Synchronization of Insects. *Entomologia exp. appl.* 31: 36-48.

Grossen, B. & Hauser, R. 1982. Über den Umgang mit Wasserläufern (Hemiptera, Gerridae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 55: 394-395.

Hauser, R. 1982. Untersuchungen zu Voltinismus und Flügelpolymorphismus beim Wasserläufer *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Revue Suisse Zool.* 89: 903-917.

— 1985. Ein Diapausesekret bei Wasserläufern (Hemiptera, Gerridae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 58: 511-525.

Järvinen, O. & Vepsäläinen, K. 1976. Wing dimorphism as an adaptive strategy in water-striders (Gerris). *Hereditas* 84: 61-68.

v. Mitis, H. 1937. Ökologie und Larvenentwicklung der mitteleuropäischen Gerris-Arten (Heteroptera). *Zool. Jb. Syst.* 69: 337-372.

Müller, H. J. 1957. Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). *Zool. Jb. Syst.* 85: 317-430.

SAUER, K. P. 1970. Zur Monotopbindung einheimischer Arten der Gattung *Panorpa* (Mecoptera) nach Untersuchungen im Freiland und im Laboratorium. *Zool. Jb. Syst.* 97: 201-284.

SAUNDERS, D. S. 1982. Insect clocks. 2nd ed. *Pergamon Press,* Oxford.

TAUBER, M. J., C. A. TAUBER & S. MASAKI. 1986. Seasonal Adaptations of Insects. *Oxford Univ. Press,* Oxford, 411 pp.

VEPSÄLÄINEN, K. 1971. The role of gradually changing daylength in the determination of wing-length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* Population (Gerridae, Heteroptera) in South Finland. *Annls Acad. Sci. fenn.* 183: 1-25.

— 1973. Development Rates of some Finnish *Gerris Fabr.* Species (Het. Gerridae) in Laboratory Cultures. *Entomologica scand.* 4: 206-216.

— 1974. Determination of wing-length and diapause in water-striders (Gerris, Heteroptera). *Hereditas* 77: 163-176.

— 1974*a*. The wing lengths, reproductive stages and habitats of Hungarian *Gerris Fabr.* species (Heteroptera, Gerridae) *Annls Acad. Sci. fenn. A,* IV 202: 1-18.

— 1978. Wing Dimorphism and Diapause in Gerris: Determination and Adaptive Significance. In: Evolution of Insect Migration and Diapause (H. Dingle ed). *Springer New York, Heidelberg, Berlin.* PP. 218-253.